

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Marcela Kuglerová

Interakce rostlin a bezobratlých herbivorů na vnitro- a mezidruhové úrovni

Plant - invertebrate herbivore interactions on intra- and interspecific level

Bakalářská práce

–kolitel: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat své –kolitelce doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. za odbornou pomoc při psaní této bakalářské práce, za rady a připomínky při jejím tvoření, za čas, který strávila její kontrolou a hlavně za ochotu a trpělivost.

Prohlášení:

Prohláším, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15.5.2015

Podpis

Abstrakt:

Rostliny a herbivoři se vzájemně ovlivňují již několik stovek milionů let. Herbivoři konzumují velkou porci biomasy produkované rostlinami. Jako reakci na útoky herbivorů si rostliny vyvinuly rozmanitý soubor přímých a nepřímých obran k redukci herbivorů a jejich vlivů na výkonnost rostliny. Tato bakalářská práce se zaměřuje na interakce rostlin a herbivorů, zejména na různé způsoby obrany terestrických rostlin proti bezobratlým herbivorům. Podrobně se zabývá jak obranou konstitutivní, tak indukovanou, která nastává až po útoku herbivorů. Obrana rostlin je dále volně rozdělena do tří kategorií rezistence, tolerance a fenologického úniku. Jako mechanismy rezistence jsou podrobně probrány mechanické, chemické a vizuální obranné znaky. Kromě obranných mechanismů odlišujících jednotlivé druhy se práce zabývá také vnitrodruhovou variabilitou v obraně proti herbivorům způsobenou prostěním v němž rostlina roste a její velikostí a variabilitou ve skladbě sekundárních metabolitů.

Klíčová slova: interakce rostlin a herbivorů, herbivorie, obrana rostlin, bezobratlí herbivoři, vlastnosti rostlin

Abstract:

Plants have been interacting with herbivores for several hundred million years. Herbivores consume a large portion of biomass produced by plants. In response to herbivore attacks, plants have evolved a diverse complex of direct and indirect defenses to reduce herbivory and the impacts on plant performance. This bachelor thesis is focused on plant-herbivore interactions especially on different ways of plant defense of terrestrial ecosystems against invertebrate herbivores. This thesis is dealing with constitutive defenses as well as induced defenses that occur after herbivore attack. Plant defenses can be also categorized into three categories of resistance, tolerance and phenological escape. Mechanical, chemical and visual defenses are discussed in detail as mechanisms of resistance. Apart from defense mechanisms distinguishing individual species this study reviews intraspecific variability in plant defense against herbivores caused by different habitats in which plants grow or originate and plant size or variation in composition of secondary metabolites.

Key words: plant-herbivore interaction, herbivory, plant defense, invertebrate herbivores, plant traits

OBSAH:

| | |
|--------------------------------------------------|----------|
| 1. ÚVOD | 6 |
| 2. HERBIVORIE | 6 |
| 2.2. <i>Bezobratlí herbivori</i> | 6 |
| 3. TYPY OBRAN ROSTLIN | 7 |
| 3.1. <i>Konstitutivní obrana</i> | 8 |
| 3.1.1. <u>Příčná konstitutivní obrana</u> | 8 |
| 3.1.1.1. MECHANICKÁ OBRANA | 8 |
| 3.1.1.1.1. vegetativní nadzemní části | 8 |
| 3.1.1.1.1.1. Trichomy | 9 |
| 3.1.1.1.1.2. Vosky | 9 |
| 3.1.1.1.1.3. Tuhost | 10 |
| 3.1.1.1.1.4. TM avelan vápenatý | 10 |
| 3.1.1.1.1.5. Oxid křemičitý | 11 |
| 3.1.1.1.1.6. Trny | 11 |
| 3.1.1.1.1.7. Latex | 11 |
| 3.1.1.1.1.8. Pryskyňovice | 12 |
| 3.1.1.1.2. Podzemní část rostlin | 12 |
| 3.1.1.1.3. Ochrana semen | 13 |
| 3.1.1.2. CHEMICKÁ OBRANA | 13 |
| 3.1.1.2.1. Sekundární metabolity | 13 |
| 3.1.1.2.1.1. Kvalitativní obrana | 14 |
| 3.1.1.2.1.1.1. Alkaloidy | 14 |
| 3.1.1.2.1.1.2. Terpenoidy | 14 |
| 3.1.1.2.1.2. Kvantitativní obrana | 15 |
| 3.1.1.2.1.2.1. Fenoly | 15 |
| 3.1.1.2.2. Nízká nutriční kvalita | 16 |
| 3.1.1.2.3. Stárání rostliny | 16 |
| 3.1.1.3. VIZUÁLNÍ OBRANA | 17 |
| 3.1.1.3.1. Aposematismus | 17 |
| 3.1.1.3.2. Mimikry | 17 |

| | |
|---------------------------------------------------|-----------|
| 3.1.2. <u>Nep ímá konstitutivní obrana</u> | 18 |
| 3.1.2.1. EXTRA-FLORÁLNÍ NEKTÁRIA | 18 |
| 3.1.2.2. DOMATIA | 19 |
| 3.2. <i>Indukovaná obrana</i> | 19 |
| 3.2.1. <u>P ímá indukovaná obrana</u> | 20 |
| 3.4.2. <u>Nep ímá indukovaná obrana</u> | 20 |
| 3.4.2.1. T KAVÉ LÁTKY..... | 20 |
| 3.4.2.2. SEKRECE EXTRA-FLORÁLNÍCH NEKTÁRIÍ | 21 |
| 4. TOLERANCE | 21 |
| 4.1. <i>Zvý-ená fotosyntetická aktivita</i> | 22 |
| 4.2. <i>Kompenza ní r st</i> | 22 |
| 4.3. <i>Rozd lení zdroj</i> | 23 |
| 5. FENOLOGICKÝ ÚNIK | 23 |
| 6. TRADE-OFF | 24 |
| 7. METODIKA | 24 |
| 7.1. <i>Testy preference herbivor</i> | 24 |
| 7.1.2. <u>Experimenty v terénu</u> | 25 |
| 7.1.2. <u>Experimenty v laborato i</u> | 25 |
| 7.2. <i>M ení obranných znak rostlin</i> | 25 |
| 8. VNITRODRUHOVÁ VARIABILITA..... | 26 |
| 8.1. <i>Skladba chemické obrany</i> | 26 |
| 8.2. <i>Velikost rostlin</i> | 27 |
| 8.3. <i>Vliv prost edí</i> | 27 |
| 9. CARDUOIDEAE | 28 |
| 10. ZÁV R | 28 |
| P EHLED POUŽITÉ LITERATURY | 30 |
| <i>Primární citace</i> | 30 |
| <i>Sekundární citace</i> | 39 |

1. Úvod

Interakce mezi rostlinami a herbivory patří mezi nejdůležitější ekologické interakce v přírodě. Jako reakci na útoky herbivorů si rostliny vyvinuly různé obranné mechanismy. Herbivori si jako reakci na tyto obranné mechanismy rostlin vyvinuly mechanismy pro efektivnější obranu rostlin. Adaptacemi herbivorů se však v této studii nezabývám, zajímají mě obranné mechanismy rostlin. Tyto obranné znaky hrají rozhodující roli ve formování interakcí mezi rostlinami a herbivory. Další důvodem ke studování obrany rostlin proti herbivorům je skutečnost, že herbivorie stojí světovou ekonomiku miliony dolarů ročně kvůli ztrátám produkce zemědělství, lesnictví a zahradnictví (Oerke and Dehne, 2004). Většina rostlin je předem tem mnohonásobných útoků a proto uplatňuje strategie, aby se obránily před herbivory nebo jim unikly. Obrana rostlin může být volně rozdělena na mechanismy, které poskytují rezistenci, toleranci nebo fenologický únik před herbivory. Znaky rezistence jsou znaky takové, které redukují preference nebo výkon herbivorů. Studovány jsou jak konstitutivní tak indukované znaky rezistence. Znaky tolerance redukují negativní efekt herbivorie na fitness rostliny poté, co jíh herbivorie nastala. Dodatečnou obrannou strategií je fenologický únik rostlin herbivorům (Agrawal et al., 2000).

Cílem této bakalářské práce je shrnutí poznatků o interakcích rostlin a bezobratlých herbivorů, zvláště pak o různých mechanismech, kterými se rostliny brání herbivorům. Tato práce by měla sloužit jako úvod k mé diplomové práci.

2. Herbivorie

Ve většině potravních sítí jsou hmyzí herbivori jedni z hlavních prostředníků mezi energií proudící autotrofními rostlinami a zbytkem potravní sítě. Tudíž není překvapením, že herbivorie vedla k evoluci široké škály efektivních obranných mechanismů rostlin (Agrawal, 2007). Herbivorie však také ovlivňuje rostlinnou diverzitu přesouváním konkurenční rovnováhy mezi rostlinnými druhy. Jestliže herbivori jednoduše napadají semena, semenáky a mladé rostliny nejvíce soustředěných a nejhojnějších druhů, méně kompetitivní silný konkurent nebo méně hojný druh může zůstat zachován v systému (Marquis, 2004). Folivorie způsobená larvami (*Trirhabda canadensis*) na zlatobýlu (*Solidago missouriensis*) zvýšila environmentální dostupnost světla, vody a dusíku, což jsou tři zdroje, které ovlivňují růst rostliny (Brown, 1994).

2.2. Bezobratlí herbivori

Skoro každý druh rostliny je konzumován herbivorními živočichy, ze kterých je ve většině terestrických společenstvech nejvíce nápadný hmyz. Cévnaté rostliny a herbivorní hmyz dohromady reprezentují více než polovinu z popsáných druhů organismů (Futuyma, 2000). Hmyz, který se v přírodě vyskytuje pouze na jednom nebo na několika málo příbuzných rostlinných druzích, nazýváme monofágní hmyz. Do této kategorie spadají čeledi Hemiptera, Coleoptera a mnohé larvy z čeledi Lepidoptera. Oligofágní hmyz se stravuje na více rostlinných druzích, ale všechny tyto druhy spadají do stejné čeledi. Příkladem oligofágního hmyzu je bílá lévačka (*Pieris Brassicae*) stravující se na rostlinách z čeledi Brassicaceae nebo mandelinka (*Leptinotarsa decemlineata*) flivící se na rostlinách z čeledi Solanaceae. Polyfágní druhy hmyzu vyvolávají volbu a akceptují mnoho rostlin patřících do různých čeledí. Mnozí broskvoňoví (*Myzus persicae*) se během léta fliví na jedincích z více než padesáti čeledí. Toto rozdělení do tří kategorií je celkem svévolné, protože je složité zachovat přesnou definici monofágie a polyfágie. Proto je často více praktické rozlišovat hmyz pouze na specialisty (zahrnující monofágy a oligofágy dohromady), a generalisty (zahrnující polyfágní druhy) (Schoonhoven et al., 2005). Biologické krmicí procesy hmyzu můžeme rozdělit na endofytické a exofytické. Exofyté se krmí externě na rostlině a endofyté si fliví uvnitř rostlinných pletiv. Obecně jsou exofyté častěji napadáni svými přirozenými nepříteli než endofyté (Hawkins et al., 1997). Nejčastěji jsou v souvislosti s herbivorií bezobratlých krom hmyzu zmiňováni také mšičky. Z mšiček jsou často pozorováni plíši, kteří dávají přednost krmení na semenáčcích (Fenner et al., 1999).

3. Typy obrany rostlin

Obranu rostlin dělíme na konstitutivní, jejíž obranné znaky jsou stále přítomny, a indukovanou, která nastává až po napadení herbivory. Ve studii (Ito and Sakai, 2009) je navržen zajímavý model optimální obranné strategie rostlin. Optimální obranná strategie proti herbivorům závisí na pravděpodobnosti výskytu herbivorů, množství ztracené biomasy kvůli herbivorii a na nákladech a účinnosti obranných složek. Konstitutivní obrana je optimální, když je pravděpodobnost výskytu herbivorů a ztráta biomasy kvůli herbivorii stejné. Tudíž by se rostliny měly bránit na úkor růstu. Fyzikální struktury jako jsou trichomy a trny jsou typickými znaky konstitutivní obrany. Pokud je pravděpodobnost výskytu herbivorů nízká a ztráty biomasy kvůli herbivorii jsou stejné, je optimální indukovaná obrana. To proto, že produkce obranných složek dopředu je nákladná. Pokud je ztráta biomasy malá, je optimální strategie žádná obrana. To protože se rostliny dokáží zotavit z herbivorie opožděným růstem, pokud je poškození nízké. Proto je lepší investovat do zlepšení růstu než do obranných složek.

3.1. Konstitutivní obrana

Rostliny si vyvinuly různé strategie ke svému ochránění před herbivory a patogeny. Většina těchto strategií je konstitutivní, což znamená, že jsou stále přítomny (Frost et al., 2008). Ve studii (Henery et al., 2008) na eukaliptu (*Eucalyptus grandis*) se autoi snažili vyvolat indukovanou obranu pomocí methyl jasmonátu. Nebyly nalezeny žádné signifikantní úinky na koncentraci terpenů a formylovaných sloučenin floroglucinolu po použití methyl jasmonátu. Eukaliptus má konstitutivně vysokou koncentraci terpenů a formylovaných sloučenin floroglucinolu. Většina stálezelených trvalých rostlin postrádají indukovanou obranu a dlefitují pro jejich ochranu jsou konstitutivně projevované sekundární metabolity.

3.1.1. Píma konstitutivní obrana

Píma obrana zahrnuje jakékoliv znaky rostliny, které se samy o sobě ovlivňují výkon útočících herbivorů a tak zvyšují fitness rostliny v prostředí s herbivory (Kessler and Baldwin, 2002). Za pímu obranu je považována limitace zásob potravy. Rostliny mohou limitovat zásoby potravy pro hmyz posílením buněčných stěn a tím zlepšit mechanické bariéry proti krmicímu se hmyzu. Pšenice (*Triticum aestivum* L.) ošetěné k emíkem mly škodlivý efekt na vývoj mšice (*Schizaphis graminum*) a rovněž stylety mšice byly vytahovány ašť ji na rostlinách ošetěných k emíkem (Goussain et al., 2005).

3.1.1.1. Mechanická obrana

Mechanická obrana je pořadována rostlinami, aby odstranila enviromentální tlaky, jako je například vítr, a aby je ochránila před herbivory (Lucas et al., 2000). Klíovou roli v mechanické obraně rostlin proti útokům herbivorů mají strukturální znaky rostlin. Ty zahrnují trichomy, tuhost listů, různé typy trnů a začlenění granulovaných minerálů do rostlinných pletiv. Autoi tohoto rozězení (Hanley et al., 2007) nezahrnují do strukturálních znaků m epikutikulární vosky, latex a pryskyřici, protože tyto chemikálie nejsou strukturální, ale stále mají vlastnosti, které redukuji útok herbivorů, proto jsem je do této kategorie také začadila.

3.1.1.1.1. Vegetativní nadzemní část rostlin

Listy jsou především poškození enormně bohatým souborem obratlovců a bezobratlých herbivorů a stejně tak i patogenů (Coley and Barone, 1996). Nejenže herbivorie listů může ovlivnit fitness rostliny přímo skrz změny v rostlinných znacích ale i nepřímo ovlivněním návěť v opylování. Poškození listů edkve (*Raphanus raphanistrum* L.) housenkami bleděškami

(*Pieris rapae*) zna n sníffilo po et a velikost kv t a následkem toho obdrfla edkev níffí náv-t vnost opylova (Lehtila and Strauss, 1997). Po-kození list má vliv i na reproduk ní znaky. Po-kození list edkve (*Raphanus raphanistrum* L.) housenkami b láska (*Pieris rapae*) zna n sníffilo velikost okv tních lístk , po et pylových zrna a velikost pylových zrn edkve (Lehtila and Strauss, 1999).

3.1.1.1.1.1. Trichomy

Trichomy jsou epidermální vý n lky. D líme je na glandulární a neglandulární. Tyto struktury mají zabránit pohybu a krmení herbivor , p edev-ím u men-ího hmyzu a rozto . Studie (Traw and Dawson, 2002) na ho ici erné (*Brassica nigra*) ukazuje, fle za pouffití t í odli-ných herbivor rostlina reaguje na poni ení dvou z nich (*Pieris rapae*, *Trichoplusia ni*) zvý-ením hustoty trichom na následujících listech. V pokusu (Woodman and Fernandes, 1991) na divizn (*Verbascum thapsus*) byla testována ú innost trichom na nedosp lých listech jako obrana proti kousavému hmyzu. Byly pouffity t i nepo-kození listy, které byly oholeny na podélné polovin adaxiální strany listu. V-echny t i oholené strany byly napadeny saran aty (Acrididae), zatímco p ímo sousedící chlupaté strany list byly saran aty bu jen testovány, odmítnuty nebo ignorovány. Ve dvou p ípadech byla saran ata zpozorována, jak se pokou-ejí jíst neoholené strany list . V obou p ípadech ustala jejich aktivita krmení, protože jejich mandibuly se patrn ucpaly hustým ochlupením. Saran ata se p estala krmit a energicky istila ásti svého kousacího ústrojí. V n kterých p ípadech (Yamazaki and Lev-Yadun, 2015) dokáffí rostliny svými trichomy dokonce napodobovat pavou í síť . Jejich výhonky jsou pokryty hustými vlnitými trichomy, které p ípomínají pavou í síť nebo hnízda motýl í svilu-ek. Jelikofl jsou pavouci b flnými predátory bezobratlých herbivor , je ú elem t chto trichom napodobení p ítomnosti pavouka a tím odstra-ení potenciálních herbivor .

3.1.1.1.1.2. Vosky

Rostlinné kutikuly jsou pokryty vosky. Ty slouffí primárn jako bariéra proti ztrát vlhkosti. Sloffení se li-í mezi druhy, genotypy uvnit druh a jednotlivými ástmi rostliny. Mimo jiné také zprost edkovává vzájemnou komunikaci mezi rostlinami a herbivory (Eigenbrode et al., 1991). Auto í studie (Eigenbrode et al., 1991) ukázali, fle p eflívání larev záp ední ka (*Plutella xylostella*) bylo podstatn men-í na listech brukve (*Brassica oleracea*) pokrytých lesklým voskem. Byl také pozorován podstatn zvý-ený pohyb larev po lesklých listech, což m fle zna it snífflenou schopnost larev p íjmout lesklé rostliny jako hostitele, jeffl vede ke zdlouhavému hledání, snífflenému krmení a snífflenému p eflívání larev na t chto rostlinách. Na

listech eukaliptu (*Eucalyptus globulus*) pozorovali (Brennan and Weinbaum, 2001) vliv vosku na listech na počet otisků po styletech téhož druhu. Pokus byl proveden na voskových juvenilních listech, na juvenilních listech zbavených vosku a na dospělých listech eukaliptu. U jednoho druhu mýry (*Ctenarytaina spatulata*) byl počet otisků po styletech menší na voskových juvenilních listech v porovnání s listy dospělými a zbavenými vosku.

3.1.1.1.1.3. Tuhost

Ve studii (Coley, 1983) autor tvrdí, že jedním ze dvou nejdůležitějších aspektů ve vztahu k pastvě herbivorů je tuhost listů. Vliv tuhosti listů byl pozorován (Bjorkman and Anderson, 1990) na dvou odlišných skupinách ostružiníku (*Rubus bogotensis*), jedny měly glandulární trichomy a druhé měly tuhé listy. Studie ukázala, že larvy z čeledi Lepidoptera krmené listy z jedince s trichomy zkonzumovaly o 72% plochy listů více než larvy krmené na hladkém jedinci, který měl tuhé listy. Pokus (Hui and Jin, 2004) na fíkus (*Ficus altissima*) dokázal, že poškození larvami mýry (*Asota caricae*) zvýšila tuhost v dospělých i mladých listech fíku. Tuhost listů může mít také vliv na jejich stravitelnost. Nymfy (*Chortoicetes terminifera*) byly krmeny listy dvou druhů trav (*Astrelba lappacea*, *Dactyloctenium radulans*). Nymfy konzumující druh *A. lappacea*, jehož listy jsou mnohem tužší, ve svých stávech trávily podstatně déle než u *D. radulans* s méně tuhými listy. Vyprazdňování stávek bylo pravděpodobně ztíženo tuhostí, protože tužší trávy procházejí stávkou pomaleji (Clissold et al., 2006).

3.1.1.1.1.4. TMavelan vápenatý

Stále se opakující negativní efekt – avelanu vápenatého působící na výkon a hojnost hmyzích herbivorů v mnoha rozdílných druzích rostlin navozuje zdání, že tento minerál zastupuje nedoceněnou formu rostlinné obrany (Korth et al., 2006). U pokusu na tolici (*Medicago truncatula*) se larvy blýskavky (*Spodoptera exigua*) ve svých raných fázích růstu vyhýbaly požívání pletiva obsahujícího krystaly – avelanu vápenatého. Jak mladé larvy stárly, pokračovaly v krmení hlavně na mezifilkových pletivech. Až když se jejich velikost zvýšila, začaly konzumovat všechny hmoty listů včetně sekundárních žilek, podél nichž je umístěn – avelan vápenatý. Při porovnávání tolice a jejich mutantů, které měly snížené množství – avelanu, bylo zjištěno, že larvy krmené na mutantech dorůstaly do větších velikostí a také se začaly dříve kuklit. Kousající hmyz preferuje pletiva postrádající – avelan vápenatý, takže jejich zlepšení na mutantech může být díky zvýšené konzumaci stravy. Larvy krmené na tolici měly mandibuly nápadně opotřebované, protože přišly o jejich zoubkovaný okraj, který byl

zkrácený a vyhlazený. Také bylo ukázáno, že listy mutant jsou pěstovány na hmyzí biomasu na mnohem vyšší úrovni než u divoce rostoucí tolerance. To naznačuje, že – avelan vápenatý slouží jako antinutriční obrana stejně jako odstraňování od stravování na rostlin (Korth et al., 2006).

3.1.1.1.1.5. Oxid k emi itý

Studie (Massey et al., 2006) demonstruje, že oxid k emi itý v listech trav má za následek zvýšení drsnosti listů. Přidání oxidu k emi itého se projevilo redukcí růstu hmyzu a jako odstraňující prostředek od krmení. Oba dva druhy zkoumaného hmyzu (*Spodoptera exempta*, *Schistocerca gregaria*) se vyhýbaly rostlinám, do kterých byl přidán oxid k emi itý. U *S. exempta* byla pozorována redukce velikosti larválního růstu na rostlinách s vysokým obsahem oxidu k emi itého v porovnání s rostlinou s jeho nízkým obsahem. Redukce se projevila u všech testovaných druhů trav. Dále také došlo k delšímu vývoji samičích larev na rostlině (*Agrostis capillaris*) a delšímu vývoji samičích larev na druhu *Festuca ovina*. Relativní růstová rychlost nymf (*S. gregaria*) byla nižší na travách s vyšším obsahem oxidu k emi itého. Snížena byla také schopnost nymf (*S. gregaria*) přeměnit listovou masu na masu tělovou. Ošetření oxidem k emi itým také zvýšilo drsnost listů.

3.1.1.1.1.6. Trny

Je nepochybně známo, že trny se vyvinuly primárně k obraně rostliny proti herbivorním. Když jsou dostatečně blízko sebe, tak dokáží také snižovat tok radiace a tím regulovat ohřívání a ochlazování, kterým trpí povrch listu. V některých případech umožní ujit listům zaklivené trny – plhat na lépe osvětlené místo (Grubb, 1992). Ale protože jsou trny používány v tísni k obraně proti obratlovcům, zmíním je jen krátce. Ve studii (Milewski et al., 1991) bylo pozorováno, že jak volně flující flirafy tak uvázané kozy preferovaly v tísni akácie, ze kterých byly trny odstraněny. Na dvou druzích akácie (*Acacia seyal*, *Acacia xanthophloea*) byly dlouhé trny až do výšky 4 metrů nad zemí, ale ve výšce 5 metrů a nad ní byly značně zkráceny. Obdobné to bylo i u hustoty trnů. To naznačuje, že akácie neinvestuje tolik do ochrany nad krmící výškou fliraf.

3.1.1.1.1.7. Latex

Až 10% kvetoucích rostlin produkuje po poranění pletiv latex, který nemá žádnou známou funkci jako primární metabolit a je silně spojován s obranou proti hmyzím herbivorním. Hmyz, který se flívá na rostlinách obsahujících latex, se obvykle vyhýbá kontaktu s latexem

pro ezáním mlé nic, flíví se intracelulárn nebo vlastní jinou fyziologickou adaptaci (Agrawal and Konno, 2009). Studie (Chow et al., 2005) dokazuje, že skupina naivních larev m ry (*Trichoplusia ni*) byla odrazena od krmení a kladení vají ek na listy zelí (*Brassica oleracea* var. Stonehead), které byly o-et eny latexem z druhu *Hoodia gordonii*. V jiném p íklad byly larvy martiná e (*Samia ricini*) krmeny listy vla-toví níku (*Chelidonium majus*), o n mfl je známo, že obsahuje -kodlivé alkaloidy ve svém latexu. Larvy se flivily normálními listy a listy, ze kterých byl latex umyt. Podle o ekávání larvy krmené listy s latexem m ly redukovaný r st (Konno et al., 2004).

3.1.1.1.1.8. Prysky ice

Jehli nany mají vysoce vyvinutý ochranný systém, který jim umo flí uje odolávat predaci herbivor . Nejznám j-í z jejich obran je prysky ice, viskózní aromatické sekrety uvád né do pohybu p í poran ní nebo infekci (Phillips and Croteau, 1999). Agresivní brouk (*Dendroctonus frontalis*) napadá periodicky dosp lé lesy borovic v Severní Americe a stromy zabíjí. N kte í jedinci kompletn uniknou útoku *D. frontalis*. D vody nejsou známé, ale pravd podobn zahrnují vliv v tru, vliv náhody a mo flná lep-í rezistenci strom . Bylo pozorováno (Strom et al., 2002), že populace, které unikají útoku produkovaly zna n více prysky ice za 24 hodin ne fl b flné populace. Tento výsledek byl pozorován ve v-ech 8 m ících obdobích. To potvrzuje domn nku, že prysky ice je d leflitým obranným mechanismus proti *D. frontalis*.

3.1.1.1.2. Podzemní ást rostlin

V t-ína výzkum se zam uje výhradn na nadzemní ást rostlin jen s málo p ímými d kazy o tom, jak se rostliny doká flí mechanicky bránit v podzemí p ed herbivory flivícími se jejich ko eny (Johnson et al., 2010). Studie (Johnson et al., 2010) zkoumající vztah tuhosti ko en a herbivor pou flila dv linie tabáku (*Nicotiana tabacum*). Jedna obsahovala ve svých ko enech enzymy ovliv ující strukturu vázání ligninu a tím m l tu fl-í ko eny. Druhá linie bez t chto enzym , m l ko eny slab-í a ohebn j-í. Byla zkoumána reakce kova ík (*Agriotes lineatus*, *A. obscurus*) na ob linie tabáku. Po et kova ík , kte í byli schopni proniknout skrz tuhé ko eny za 12 hodin byl zna n men-í ne fl na ohebných ko enech. as pot ebný kova íky pro prokousání skrz ko eny byl více jak dvojnásobn vy-í u tuhých ko en ne fl u ohebných ko en . Tyto výsledky nazna ují, že tuhost ko en má alespo potenciál fungovat jako obrana proti herbivor m. Jetele (*Trifolium repens*) reagovaly na napadení nosatcem (*Sitona lepidus*

Gyllenhal) zvýšením hustoty koenového systému. Ukázalo se, že nejlépe tolerují napadení nosatcem genotypy s dlouhými jemnými koenami (Care et al., 2000).

3.1.1.1.3. Obrana semen

Jako obranu proti predátorům mohou rostliny produkovat semena o různé tvrdosti. Některé z nich jsou tvrdé na tolik, že ptáci nejsou schopni je rozbít. To nevyhnutelně vede ke ztrátě času způsobené mnoha neúspěšnými pokusy o rozbítí semene (van der Meij and Bout, 2000). U malých ptáků je semeno nejprve umístěno mezi okraje zobáku a až potom je rozbito a zbaveno obalu před spolknutím jádra. Je předpokládáno, že tvrdost semen má vliv na čas potřebný na rozbítí semene. V pokusu (Van der Meij et al., 2004) se při snížení tvrdosti semen snížil i čas potřebný k rozbítí semene. Tvrdost semen měla také vliv na počet pokusů potřebných k rozbítí semene. Tyto výsledky naznačují, že čas potřebný k rozbítí semene přímo souvisí s tvrdostí semene. Trvá déle rozbít tvrdé semeno než semeno, které má jinak obdobnými vlastnostmi. Velikost semen má zjevný vliv na preferování rostlin. Semena kysele dubu (*Quercus rugosa*) pocházející z velkých semen preferovaly nejvíce a semena kysele z malých semen preferovaly nejméně. Semena kysele, které trpěly herbivorií, byly obecně méně listy. Herbivorie způsobila v této redukci u semenáček pocházejících z malých semen než u semenáček pocházejících z jiných velikostních skupin (Bonfil, 1998). Existují studie (Gomez, 2004) podporující opak. U dubu (*Quercus ilex*) byly flaky v této velikosti silně preferovány hlavními predátory semen, jimiž jsou divočí kanci a myši. Semena v této velikosti mají menší pravděpodobnost úniku před predací. Role chemických vlastností semen je důležitá pro selekci semenofrávých ptáků. Ve studii (Diaz, 1996) autor vyhodnotil, že chemické složení semen, zahrnující nutriční hodnotu a sekundární chemii semen, může mít v určitých případech vliv na preference semenofrávých ptáků. Tento vliv však může být kompenzován morfologickými adaptacemi semen.

3.1.1.2. Chemická obrana

Kvůli tlaku herbivorů a patogenů si rostliny vyvinuly široký soubor obran. U sesilných terestrických rostlin hraje chemická obrana mimořádnou roli, která je dobře doložena obrovskou pestrostí sekundárních metabolitů (Hartmann, 2004).

3.1.1.2.1. Sekundární metabolity

Charakteristický znak vyšších rostlin je jejich schopnost syntetizovat enormní množství organických molekul, jež nazýváme sekundární metabolity. Sekundární metabolity hrají

dlejší roli v obraně rostlin (Wink, 1988). Rostliny syntetizují širokou škálu sekundárních metabolitů včetně alkaloidů a terpenoidů, které jsou toxické pro herbivory a patogeny a proto se v nich mohou chovat jako obranné složky (Wittstock and Gershenzon, 2002). Některé z těchto obran jsou tak účinné, že je někdy hmyzí herbivorie přehzala a poufívají je na svou vlastní ochranu před svými predátory, parazitoidy a patogeny. Některé adaptované herbivory jsou známy tím, že dokážou zabít rostlinami odvozené alkaloidy na bázi pyrolizidinu pro svůj vlastní uflight (Hartmann et al., 1997).

3.1.1.2.1.1. Kvalitativní chemická obrana

Feeny ve své studii z roku 1976 vytvořil hypotézu ve které tvrdí, že u rostlin, které mají nepředvídatelnou distribuci, se očekává, že často unikají specializovaným herbivorům. U těchto rostlin se předpokládá, že budou investovat do méně nákladných obran, které jsou účinné na neadaptované generalisty. Tyto obrany se nazývají kvalitativní a očekává se, že budou méně nákladné, protože jsou toxické i při malém dávkování. Příkladem těchto kvalitativních obran jsou alkaloidy (Stamp, 2003).

3.1.1.2.1.1.1. Alkaloidy

Alkaloidy jsou rozmanitá skupina s nízkou molekulární hmotností a obsahující dusík odvozený z aminokyselin. Mnohé z alkaloidů jsou využívány jako léky, stimulanty, narkotika a jedy. Jako sekundární metabolity se nacházejí v přibližně 20% rostlinných druhů. O alkaloidech je prohlásováno, že hrají roli v obraně proti herbivorům a patogenům (Ziegler and Facchini, 2008). V experimentu (Adler et al., 2001) byl pozorován vliv herbivorie na hemiparazitickou rostlinu (*Castilleja indivisa*). Nejčastějšími herbivory byly larvy obaleče (*Endothenia hebesana*) nebo babočky (*Junonia coenia*). Castilleja čerpá od své hostitelské rostliny (*Lupinus albus*) alkaloidy, které pak najdeme v jejích listech, listenech a kalichách. Obsah alkaloidů v květenství ovlivnil negativně herbivorii pupenů, ale neměl žádný vliv na herbivorii plodů nebo návratnost květu opylování. Nicméně herbivorie pupenů zvyšuje herbivorii plodů, protože pravděpodobně stejní herbivory, kteří poškodili pupeny, poškodili i plody. Tudíž mohou alkaloidy dodat nějaký pozitivní vliv na semena, tím, že redukovaly herbivorii plodů. Rovněž protože herbivorie pupenů snížila opylování, alkaloidy mohou mít pozitivní vliv na semena tím, že zvýšily opylování.

3.1.1.2.1.1.2. Terpenoidy

Rostlinné t kové látky, v etn monoterpen jako je linalool, mohou ovlivnit chování hmyzu, bu tím, fle jej budou lákat nebo odpuzovat. Linalool a jeho deriváty produkované transgenní rostlinou (*Arabidopsis*) m ly na m-ice (*Myzus persicae*) repelentní funkci (Aharoni et al., 2003). Ve studii (Caballero et al., 2001) terpeniod ajugarin odradil larvy blýskavky (*Spodoptera exigua*) od krmení na oflance (*Teucrium massiliense*). Mnoho rostlin reaguje na napadení lenovci vypou-t ním t kavých látek jako jsou terpeny a tím lákají predátory a parazitoidy t chto lenovc (Mumm et al., 2008). Tento druh obrany je podrobn ji rozebrán v kapitole t kavé látky.

3.1.1.2.1.2. Kvantitativní chemická obrana

Feeny ve své studii z roku 1976 p edpokládá, fle rostliny, které jsou snadno nacházeny herbivory mají velké investice do -iroce efektivních obran. Nazývá tyto obrany kvantitativní a typicky redukuje stravitelnost rostlin. P edpokládá se, fle investice do t chto obran bude veliká, proto fle je zapot ebí jejich velká koncentrace, aby m ly negativní efekt. Dobrým p íkladem kvantitativní obrany jsou fenoly, zvlá-t taniny, které zpomalují rychlost r stu herbivor (Stamp, 2003). R st rostliny je ásto omezen dostupností dusíku. Kvantitativní chemické látky jsou p eváfn na bázi uhlíku. Rozdíl je u slou enin na bázi dusíku, jako jsou kvalitativní alkaloidy, jejichfl produkce nastává na úkor r stu nebo reprodukce rostlin. Proto je úrove fenol vy-í nefl úrove alkaloid . Fenoly nemají tak velké náklady na dusík, tudífl jsou i v chud-ích prost edích (Schoonhoven et al., 2005).

3.1.1.2.1.2.1. Fenoly

Fenoly jsou slou eniny vlastnící jeden nebo více aromatických kruh s jedním nebo více hydroxylovými skupinami. Fenoly jsou -iroce roz-í eny v rostlinné í-i a jsou nejhojn j-ími sekundárními metabolity. Rostlinné fenoly jsou obecn vyvinuty k obran proti UV zá ení nebo proti útoku predátor rostlin a také p íspívají k zabarvení rostlin (Dai and Mumper, 2010). Bylo pozorováno (Coley, 1983), fle dosp lé listy pionýrských druh rostlin, které byly spásány více nefl druhy vytrvalé, obsahovaly nífl-í úrove jak jednoduchých, tak kondensovaných fenol . U studie (Dudt and Shure, 1994) na d ínu (*Cornus florida*) byl pozorován pokles herbivorie p í vysokém obsahu fenol . U d ínu byla zji-t na vy-í úrove fenol vldy na otev eném poli nefl v lese. Celková herbivorie u d ínu byla podstatn vy-í v zastín ném lese nefl na otev eném poli. Vysoká úrove herbivorie byla spojována s redukcí fenol jak v zastín ných ástech v lese tak i na poli. U invazivního zimolezu (*Lonicera maackii*) bylo nalezeno n kolik fenolických slou enin v metanolových extraktech list

zimolezu. Listy s těmito extrakty odradily od krmení blýskavku (*Spodoptera exigua*). Tyto extrakty také silně zbrzdily klíčení huseníku (*Arabidopsis thaliana*) (Eyles et al., 2007). Studie (Johnson, 2005) demonstruje, že jednotlivé fenoly se dokáží chovat jako antioxidanty ve fyziologických tekutinách housenek (*Manduca sexta*). V tekutině stěvně byly všechny fenoly tendenci zvyšovat svůj antioxidantní podíl poté, co byly inkubovány přes hodinu.

3.1.1.2.2. Nízká nutriční kvalita

Nutriční kvalita listů se liší mezi druhy a mění se s věkem listů. Nutriční obsah listů má důsledky pro herbivorii a může být také částečně formován selekcí herbivorů a patogenů. V mnoha případech nízká nutriční kvalita rostliny snižuje herbivorii. Jestliže jsou herbivori schopni poznat nutriční kvalitu rostlin, preferují rostliny s vyššími nutričními hodnotami. V tomto případě je nízká nutriční kvalita výhodou. Jestliže úspěšné generace herbivorů mají tendenci se flivit na stejném hostiteli, pak nízká nutriční kvalita zabrání budoucímu navýšení herbivorů na rostlině. Tento příklad platí hlavně pro nemobilní herbivory. Larvy se flívají na rostlině od svého vylíhnutí do kuklení. Nízká nutriční kvalita prodlužuje larvální stádia a tím zvyšuje pravděpodobnost úmrtí predací nebo jinými faktory před dosažením nejnasycenějších stádií (Moran and Hamilton, 1980). Ve studii (Adler et al., 2006) na tabáku (*Nicotiana tabacum*) byly rostliny s více flivinami více navštěvovány samičkami lišajky (*Manduca sexta*). Větší obsah flivin měl za důsledek také zvýšení počtu vajíček na rostlině. Lišajkové kladly více vajíček na početnější rostliny, když rostliny obsahovaly více flivin.

3.1.1.2.3. Stáří rostlin

Ontogenetický vývoj rostliny z juvenila do dospělých stádií rostliny zahrnuje i změny v jejich morfologii a fyziologii (Poethig, 1990). Saví herbivori trvale a silně preferují dospělá stádia před juvenilními stádii rostlin (Swihart and Bryant, 2001). Naopak bezobratlí herbivori dávají přednost mladým stádiím před staršími stádii rostlin. Ve většině případů byly semenáky pro bezobratlé herbivory chutnější než dospělé rostliny (Fenner et al., 1999). Ontogenetické stádium mělo vliv na hustotu herbivorů u polouže (*Casuarina nitida*), kde bylo nalezeno více herbivorů u mladých stromků než u reprodukcí se stromků. Pozorované rozdíly v hustotě herbivorů mohou být vysvětleny vyšším obsahem fenolických sloučenin u dospělých stromků ve srovnání s mladými stromky (Boege, 2005). Mladé semenáky vrby (*Salix sericea*, *Salix eriocephala*) byly chutnější než dospělé, ale změna v jejich chutnosti se může rapidně změnit a je spojena s dočasným zvýšením koncentrace obranných chemických látek. Semenáky staré méně než týden měly nízkou úroveň fenolických glykosidů, ale po několika dnech

týdnu se obsah těchto chemikálií začal rychle zvyšovat. Koncentrace fenolických glykosidů v desátém týdnu byla dostatečná k odrazení plzáka (*Arion subfuscus*), ale koncentrace přítomná v předchozích týdnech by nebyla schopna plzáka odradit. Chemická obrana semenáček vrby nejspíše vysvětluje rozdíly v herbivorii u vrby (Fritz et al., 2001). Ve studii (Coley, 1983) bylo pozorováno, že stáří listů silně ovlivňuje náchylnost k herbivorii. Mladé listy obvykle trpí v té úrovni herbivorie než listy dospělé. Rostlinná rychlost herbivorie je vyšší na mladých listech než listech dospělých. Mladé listy jsou spásány rychleji než listy dospělé bez ohledu na rostlinnou dobu.

3.1.1.3. Vizuální obrana

Vizuální obranou u rostlin se začali v poslední době zabývat ať v posledních letech. Vzniklo několik studií zabývajících se aposematickým zbarvením u rostlin s trny (Lev-Yadun, 2001). V poslední době se také zaměřily funkce mimikry u rostlin (Lev-Yadun and Inbar, 2002).

3.1.1.3.1. Aposematismus

Aposematické zbarvení je dobře známým jevem u zvířat, ale u rostlin mu bylo věnováno jen málo pozornosti. Jelikož je zbarvení trnů u rostlin široce rozšířené, tak se pravděpodobně nejedná o neutrální či náhodný jev. Barevné trnové systémy, z nichž některé mohou být vícebarevné, jsou nalezeny v řádu Cactaceae. Nápadné trny by mohly být prospěšné pro rostliny, protože si je herbivorié budou pamatovat a budou mít tendenci vyhýbat se následnému ochutnávání takto označených rostlin (Lev-Yadun, 2001). V některých případech se může i zelená barva stát aposematickou. V poslední době je známo několik druhů rostlin, které jsou i během léta nápadně zelené. Kozy a ovce konzumovaly mnoho dalších druhů v jejich okolí, ale vyhýbaly se těmto zeleným rostlinám. Všechny tyto rostliny byly jedovaté a měly trny. Autoři (Lev-Yadun and Ne'eman, 2004) navrhuji, že v různých aridních oblastech a dalších typech ekosystémů, kde je většina rostlin vysušená nebo bez listů, je zelená barva nápadná a je v kontrastu s okolní flautou pouště a bezlistým prostředím a může se proto chovat jako aposematické zbarvení.

3.1.1.3.2. Mimikry

Napodobování hmyzu by mělo redukovat útoky hmyzích herbivorů, kteří se vyhýbají krmení nebo kolonizování zamořených rostlin, protože se chtějí vyvarovat kompetice nebo indukované obrany rostlin. Stonky, včetně některých apík (epen) (*Xanthium trumarium*) jsou charakteristické nápadnými roztroušenými tmavě zbarvenými tečkami a skvrnkami velkých

v t-ínou 2-10 mm. Podobn je zbarven i áronovec (*Arisarum vulgare*). Pro lidské oko se stonky t-ícho dvou druh zdají být pokryty hejny mravenc . Kývání stonk a list ve v-ítru m-ífe vyvolat iluzi pohybu mravenc . Pra-níky paspalu (*Paspalum paspaloides*) jsou 2-3 mm velké, tmav zabarvené a visí ze zeleného kv-ítenství a jemn se pohupuje ve v-ítru. Pra-níky tak vypadají jako by byly pokryty koloniemi m-íic. Podobn je to i u stonk topolovky (*Alcea setosa*). Mladé lusky t-ídivokých druh lu-t-ín (*Pisum fulvum*, *Lathyrus ochrus*, *Vicia peregrina*) mají nápadné te-íky n-íkolika odstín-íervené. Lusky napodobují tvar, velikost a barvu housenek. Auto-íi tohoto pozorování (Lev-Yadun and Inbar, 2002) navrhují, fe tyto t-í vzory tvo-í t-íi nové typy mimiker. Zajímavostí je, fe napodobovaný hmyz je aposematický, tudífl by mohl odradit v-í t-í herbivory od konzumace t-ícho rostlin. V experimentu (Mugrabi-Oliviera and Moreira, 1996) byl pozorován efekt p-íítomnosti vaj-íek a larev babo-íky (*Heliconius erato phyllis*) na rostlin-ía jak tím bylo ovlivn-íno následné kladení vaj-íek babo-íkami. Lyofilizované larvy a vaj-íka babo-íky byly p-íípevn-íny na výhonky mu-íenky (*Passiflora suberosa*). P-ííítomnost napodobenin stejného druhu na výhoncích mu-íenky odradilo babo-íku od kladení vajec na tyto výhonky. Sam-ííky babo-íek nakladly zna-í n-ívíce vaj-íek na nedot-íené výhonky bez napodobenin.

3.1.2. Nep-íímá konstitutivní obrana

V t-ínou je nep-íímá obrana spojována s indukovanou obranou, která je popsána v dal-ích kapitolách. Domatia a extra-florální nektária jsou v-íak p-ííkladem nep-íímé konstitutivní obrany.

3.1.2.1. Extra-florální nektária

Extra-florální nektária lákají mravence na rostlinu a ti ji potom pomáhají chránit. Extra-florální nektária mají za následek zvý-ení hustoty mravenc-í na rostlin-íve srovnání s rostlinami bez t-ícho nektárií. Více mravenc-í na rostlin-í (*Caryocar brasiliense*) m-ílo za následek, fe více flivých termit (*Armitermes euamighnatus*) bylo napadeno mravenci a p-ííesunuto z této rostliny. Silná aktivita mravenc-í na kv-ítenství pravd-ípodobn také vyru-íila mouchy (*Prodiplosis floricola*) p-íí kladení vaj-íek na vyvíjející se pupeny rostliny. Pozorování pohybu mravenc-í po rostlin-íí ukazuje, fe rostlina je zamo-íená herbivory (*Edessa rufomarginata*, *Prodiplosis floricola*) více ve své spodní-íísti, proto fe nektária se nacházejí uvnit-í koruny kv-ítu, tudífl je v t-íí koncentrace mravenc-í ve svrchní-íísti rostliny (Oliveira, 1997). Extra-florální nektária mohou mít i odrazovací ú-íinky. Extra-florální nektária slouflí k odvedení pozornosti mravenc-í od primárních nektárií. Rostliny s extra nektárií zaznamenaly

mén náv-t v od mravenc ů svých primárních nektárií. P ítomnost t chto nektárií nevedlo k celkovému zvý-enení po tu mravenc nav-t vujících rostlinu (Wagner and Kay, 2002). N kdy p ítomnost mravenc m fle vést dokonce ke zvý-ení reprodukce. Náv-t vy mravenc na opuncích (*Opuntia stricta*) s extra-florálními nektárii zvý-ily o 50% reproduk ní výkon rostliny (Oliveira et al., 1999).

3.1.2.2. Domatia

Domatia jsou malé struktury na listech n kterých rostlin, které poskytují p íst e-í pro p írozené nep átele -k dc t chto rostlin. P íst e-ek poskytovaný domatii funguje jako ochrana p ed p írozenými nep áteli nebo p ed abiotickým stresem (Walter and Odowd, 1992). Domatia reprezentují mutualistické spojení mezi rozto í a rostlinami, kde rozto í pomáhají rostlin redukovat hustotu fytofágních lenovc a domatia poskytují rozto m ochranu. Domatia na rév (*Vitis riparia*) poskytují ochranu p ed dravými lenovci pro dva druhy rozto (*Orthotydeus lambi*, *Amblyseisus andersoni*). Domatia zna n zvý-ila p effívání rozto v p ítomnosti jejich predátor (*Orius insidiosus*, *Harmonia variegata*, *Coccinella septempunctata*) (Norton et al., 2001). Ve studii (Agrawal et al., 2000) se z d vo du p ítomnosti domatí zvý-ilo mnofství predátor na rostlin a to m lo za následek redukci po tu herbivor . Na listy bavlníku (*Gossypium hirsutum* var. *Acala Maxxa*) byla p íd lána domatia. Na t chto listech byly nalezeny uvnit domatí vají ka hlav nky (*Geocoris* spp.), nymfy hlad nky (*Orius tristicolor*) a také t ásn nky (*Frankliniella occidentalis*). T í hlavní skupiny herbivor bavlníku, jimifl jsou m-ice (*Aphis gossypii*), svilu-ky (*Tetranychus* spp.) a molice (*Bemisia argentifolii*), byly negativn ovlivn ny p ídáním domatí na bavlník, pravd podobn kv li zvý-ení po tu predátor na listech s domatii.

3.2. Indukovaná obrana

Zm ny v rostlinách nastávající po po-kození nebo stresu se nazývají indukované odpov di. V ur itých p ípadech se mohou tyto odpov di chovat jako indukovaná ochrana, cofl jsou reakce rostliny na zran ní herbivorem nebo invazi mikroparazit , které sníflí negativní následky útoku na rostlinu (Karban and Myers, 1989). V experimentu na edkvi (*Raphanus raphanistrum*) vyvolaná odpov na herbivorii housenky b láska (*Pieris rapae*) na za átku sezóny sníflila následnou herbivorii saran ete. Herbivorie na prvních listech také ovlivnila velikost listu a hustotu trichom na následných listech. T etí nov vytvo ené listy na indukované rostlin byly v t-í a m ly vy-í hustotu trichom ne fl u normálních rostlin (Agrawal, 1999). Indukovaná odpov tabáku (*Nicotiana attenuata*) má negativní dopad na

rost a vývoj larvy li-aje (*Manduca sexta*). Když jsou novorozené larvy omezeny na rostliny, které jsou indukovány methyljasmonátem, zafňávají vyšší míru mortality a pomaleji se vyvíjejí (van Dam et al., 2000).

3.2.1. P ímá indukovaná obrana

Rostliny se také dokáží bránit pomocí indukovanou obranou a to produkcí chemikálií, které způsobují fyzické poškození hmyzu. Rostliny mohou například produkovat nadměrné množství proteáz po útoku hmyzu, které dokáží vstřebat hmyzí strukturní proteiny poté, co jsou přijaty do hmyzích střev, což způsobuje poškození herbivorů (Chen, 2008). Kukuřice (*Zea mays* L.) reagovala na útok housenek (*Spodoptera frugiperda*) rapidním zmobilizováním 33-kDa cystein proteázy. Akumulace této proteázy souvisela se značnou redukcí růstu housenky a výsledkem bylo poškození (Pechan et al., 2002).

3.2.2. Nep ímá indukovaná obrana

Za nep ímou obranu rostlin označujeme schopnost rostných rostlin odpovědět na útok herbivorů vydáváním signálních látek, které lákají přírodních nepřátel herbivorů. Tyto signální látky by měly být dobře rozpoznatelné pro predátory a snadno rozlišitelné od běžných vůní. Látky jsou vypouštěny ať už několik hodin po začátku poškození rostliny herbivory (Turlings et al., 1990). Při pokusu na kukuřici *Zea mays* měly samičky vosy *Cotesia marginiventris* na výběr mezi listy z rostliny poškozené herbivory a listy z rostliny nepoškozené. Okamžitě po pokusu nebyla pozorována žádná preference vos, ale po pár hodinách byly vosy podstatně více lákány na listy z poškozené rostliny (Turlings and Tumlinson, 1992). Při měření látek na listech bavlníku poškozených blýskavkou *Spodoptera exigua* bylo zjištěno, že pro rané fáze poškození listu jsou charakteristické směsice cyklických a acyklických terpenů. Jak poškození postupovalo, objevovaly se i jiné terpeny, jejich obsah začal narůstat ať už několik hodin po začátku poškození. Tyto terpeny se v pozdější fázi objevovaly pouze v malém množství, což se nám jeví jako reakce na poškození blýskavkou. A terpeny mají přivolat jejich predátory (Loughrin et al., 1994).

3.2.2.1. Tříslovkové látky

Tříslovkové látky jsou uvolňovány nejen z květních orgánů, ale i z vegetativních částí rostliny především po útoku herbivorů. Na které rostliny dokáží nalákat tříslovkovými látkami predátory v podobě ptáků. Na větvičky (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) byly umístěny takové s larvami jedle (*Epirrita autumnata*) a bylo jim dovoleno konzumovat listy uvnitř takových.

Na další břízy byly umístěny prázdné tašky. Po dvou dnech byly poblíž tašek rozmístěny plastelínové larvy. Břízy vypouštěly tkaivé látky, které přilákaly hmyzofravé ptáky. Po etponení plastelínových larev byl znan v tší na stromech s herbivory neř na ostatních stromech, což nazna uje, že ptáci hledali potravu na břízách, které m ly skrytou defoliaci. Toto nazna uje, že ptáci mohou pouřlívát stejné podn ty ze strom ů jako bezobratlí predáto i a parazitoidi a že rostliny nemají specifické adaptace na signalizaci pro ptáky (Mantyla et al., 2008). Podobné signály se nacházejí také v podzemním prost edí. Ko eny citrusu (*Citrus paradisi* x *Poncirus trifoliata*) napadené nosatci (*Diaprepes abbreviatus*) uvol ůjí herbivory indukované tkaivé látky, které verbují entomopatogenní hlístice (*Steinernema diaprepesi*). Zamo ení nosatci je regulováno s pomocí hlístic. Zna n více hlístic bylo nalezeno na ko enech zamo ených nosatci neř u ko en nezamo ených. Více hlístic bylo p itahováno na zamo ené ko eny neř na ko eny mechanicky po-kozené (Ali et al., 2010). N které tkaivé látky dokáří spustit reakce u sousedících nenapadených rostlin. Ve studii (Kessler et al., 2006) reagovaly okolní rostliny na tkaivé látky od sousedící poni ené rostliny p ímou indukcí obranných protein ů a sekundárních metabolit ů. Zast ířený pelyn k (*Artemisia tridentata tridentata*) uvol oval dramaticky v tší mnořství tkaivých látek v prvních t ech hodinách po poni ení neř pelyn k neponi ený. Tabáky (*Nicotiana attenuata*) rostoucí v p írozené populaci, která byla vystavena vlivu po-kozeného pely ku po 24 hodin, nebyly napadány herbivory po 7 dní. Zatímco populace nevystavené vlivu pely ku obdrřely pr m rnou herbivorii.

3.2.2.2. Sekrece extra-florálních nektáří

Sekrece extra-florálních nektáří je schopna se zv ý-it v p ítomnosti tkaivých látek vypou-t ůných okolními napadenými rostlinami. V pokusu (Choh and Takabayashi, 2006) vypou-t ly rostliny zamo ené svilu-kami (*Tetranychus urticae*) vypou-t ním tkaivých látek. 2 dny po zamo ení svilu-kami reagovaly okolní nenapadené rostliny na tkaivé látky zv ý-ením sekrece extra-florálních nektáří.

4. Tolerance

Tolerance je schopnost rostlin udržet si fitness b hem r stu a reprodukce poté, co zařlily po-kození herbivory. Na rozdíl od rezistence tolerance nezabra uje herbivorii, ale dovoluje rostlin kompenzovat po-kození, které řl bylo zp sobeno p írozenými nep áteli. Nicmén stejn ů jako rezistence i tolerance chrání rostliny p ed ůkodlivými vlivy herbivorie (Mauricio et al., 1997). U pokusu na bavlníku (*Gossypum hirsutum*) vedlo napadení m-icí (*Aphid gossypii*)

k okamžitému zmenšení plochy listí, snížení výšky rostliny a k celkovému poklesu nadzemní biomasy. Bavlňák následně ukazuje kompletní kompenzaci raného poškození (Rosenheim et al., 1997).

4.1. Zvýšená fotosyntetická aktivita

Zvýšení úrovně fotosyntetické aktivity v listech nastávající po poškození herbivory je pravděpodobně nejvíce zmiňovaný mechanismus tolerance. Výměšek slin odebraný z druhu *Tupiocoris notatus* byl injikován do listů *Nicotiana attenuata* a následně zvýšila fotosyntetickou aktivitu rostliny (Halitschke et al., 2011). V pokusech (Mabry and Wayne, 1997) bylo zjištěno, že rostliny zbavené listů zachovávají zvýšenou fotosyntetickou aktivitu po 60 hodin, ale po následném opakování měření nebyly výsledky signifikantní. Mnohé další studie vyvracejí tvrzení o zvýšení fotosyntetické aktivity po napadení. Po odstranění listů z topolu (*Populus tremuloides*) se zvýšila rychlost fotosyntézy o 21% a po dvou po sobě jdoucích odlistněních provedených následující rok se zvýšila rychlost fotosyntézy dokonce o 32%. Přestože defoliace způsobila podstatné zvýšení fotosyntetické rychlosti, tolerance nekorelovala s reakcí fotosyntetické rychlosti na defoliaci (Stevens et al., 2007). A v experimentu (Zangerl et al., 1997) na listech *Pastinaca sativa* byl po poškození lístku zaznamenán značný pokles fotosyntézy. Pokles byl pozorován nejdelší hodiny po poškození lístku a dále přetrvával po 24 hodin. Po 48 hodinách již žádné změny ve fotosyntéze nebyly významné a po 72 hodinách nebyly zjištěny žádné změny. Ovšem díky snížení plochy listů se zvýšil průměrný světelný zastíněný listy. Rostliny zbavené listů rostoucích při nízké hustotě obdržely mezi 10 až 40% vyšší stupeň světla ve svých horních vrstvách (Mabry and Wayne, 1997).

4.2. Kompenzační růst

Poškození herbivory může změnit dráhu růstu rostliny, což umožňuje rostlině nahradit věchnu nebo alespoň některou tkáň, která byla herbivory odstraněna (Tiffin, 2000). Při napadení třetí druh vrby (*Salix gilgiana*, *Salix eriocarpa*, *Salix serissaefolia*) herbivorem *Endocrita excrescens*, reagovaly na poškození věchny třetí druh vrby zvýšenou hustotou svých postranních výhonků (Utsumi and Ohgushi, 2007). Při napadení bavlňáku (*Gossypum hirsutum*) střední hustotou mšic (*Aphis gossypii*) ukazuje bavlňák značné zvýšení počtu nodů na hlavním stonku, což je pravděpodobně reakce na opadání poškozených listů (Rosenheim et al., 1997). Po poškození na vrbovce *Epilobium latifolium* nastalo přibývání v tví. Toto přibývání je výsledkem časněho zahájení prodlužování v tví a více rapidním růstem na

poraných výhoncích. Následující vztah objemu vtví je výsledkem zvýšení potu vtví i zvýšením jejich průměrné velikosti. Tato reakce nastala po poškození housenkou *Mopha albapalpella* i po poškození vytvořeném uměle (Doak, 1991).

4.3. Rozdělení zdrojů

V pokusu na druhu *Abutilon theophrasti* byly po defoliaci rostliny pozorovány rozdíly v rozdělení zdrojů v rostlině rostoucí při vysoké a nízké hustotě. Defoliované rostliny při nízké hustotě značně méně biomasy dokořenily. U rostlin rostoucích při nízké hustotě, byla zaznamenána nižší životnost listů rostliny. Výsledky pokusu ukazují, že rostliny zbavené listů rostoucí při nízké hustotě produkovaly o 25% více semen na jednotku biomasy než ostatní rostliny. Tyto rostliny prosazují reprodukci jako druh kompenzace. Rostliny jsou schopny přesunout zdroje do reprodukce v pozdějších sezónách, aby mohly brzy dozrát plody. Nicméně při vysoké hustotě byla reakce na produkci semen opačná. Při vysoké hustotě ponechané rostliny pokračují v přidávání biomasy do listů spíše než do reprodukce. Defoliované rostliny rostoucí při vysoké hustotě měly obecně vztahem potet listů a vyšší rychlost tvorby nových lístků než ostatní rostliny. Tyto rostliny zpozdily svou reprodukci a pokračují v produkci nových listů i později v sezóně poté, co defoliované rostliny s nízkou hustotou přesunuly své zásoby do reprodukce (Mabry and Wayne, 1997).

5. Fenologický únik

Ve studii (Aide, 1993) autor navrhuje dva způsoby, jak může fenologie listů ovlivnit herbivorii. Přesunout produkci listů do období s nejmenším množstvím herbivorů, což je během období sucha. Listy produkované v období sucha utrpěly méně poškození než listy produkované v období mokra. Druhým způsobem je synchronizovaná produkce listů. Herbivori jsou nasyceni velkým množstvím listů a v tak velkém množství listů, které uniknou herbivorii. Fenologické znaky mohou mít velký efekt na herbivorii. Rostliny kvetoucí později se tak vyhnou poškození způsobeným některými herbivory. Úkoda způsobená herbivory napadající semena byla vysoká jakmile začaly slunečnice (*Helianthus annuus*) kvést a klesla jakmile začala sezóna kvetení postupovat kupředu. Poškození způsobené *Homoeosoma electellum* a obalečem (*Suleima helianthana*) bylo vysoké v pozdějších sezónách a tudíž rostliny uniknou poškození způsobenému těmito herbivory, když kvetou později (Pilson, 2000). Studie (Jones et al., 1997) na javoru (*Acer rubrum*) poskytuje důkaz, že doba vývoje semenáček je nepřímo spojena s přetrváváním semenáček na kterých rostou stromy. Výhoda brzkého vyvinutí semenáček byla podstatná. 80% semenáček, které se

vyvinuly v dubnu p efilo i na konci studie. Pouze 20% semená k vyvinutých afl v kv tnu p efilo.

6. Trade-off

Ze studie (Bjorkman and Anderson, 1990) na ostruflinících (*Rubus bogotensis*) n kolik soubor dat potvrzuje hypotézu, že existuje trade-off p i produkci antiherbivorních obran. Pokus byl proveden na ostruflinících, které se li-í v p ítomnosti glandulárních trichom a tuhosti list . Porovnání mezi jedinci odhalilo, že listy bez trichom byly tufl-í. Toto srovnání také ukazuje, že ostrufliníky bez trichom m ly lehce del-í a hust-í výskyt ostn nefl ostrufliníky s trichomy. Byly nalezeny dv signifikantní negativní korelace mezi obrannými znaky. Ve skupin ostrufliník s trichomy byla nam ena negativní korelace mezi po tem trichom a tuhostí list . A ve skupin ostrufliník bez trichom byla zji-t na negativní korelace mezi délkou ostn a tuhostí list .

7. Metodika

Metody m ení herbivorie nejsou jednoduché. Ur ování mnofství sn dené listové tkán jediným m ením chyb jící listové plochy je zavád jící. Kompletn sn dené listy nejsou zahrnovány do vzork , tudífl je mnofství -kody podhodnoceno. Dlouhov kost list se li-í mezi druhy, proto je nemoflné znát asovou -kálu v pr b hu které se po-kození nashromáfdilo. Proto jediné m ení po-kození trvalé plodiny nem fle být jednodu-e p evedeno na kařdoro ní míru po-kození a také to nem fle být smyslupln poflito k porovnání herbivorie na r zných druzích. Místo toho auto i (Coley and Barone, 1996) navrhuji m ít ozna ené listy nebo expandující pupeny ve dvou rozli-ných obdobích aby spo ítaly míru po-kození. A také aby zahrnuli expandující i dosp lé listy do studie.

7.1. Testy preference herbivor

Testy, na základ kterých je moflno ur ít preference herbivora se mohou provád t r znými zp soby. Experimenty mohou být provád ny v terénu. Druhou alternativou jsou pokusy v laborato i, které nemusí v-ak být tolik autentické jako terénní pokusy. Jejich výhodou je v-ak to, že jsou v-echny rostliny v konstantním prost edí vystaveny stejným herbivor m a je tedy snafl-í studovat rozdíly mezi druhy i jedinci s r znými vlastnostmi, bez p ípadného vlivu heterogenního prost edí.

7.1.2. Experimenty v terénu

První možností jsou experimenty prováděné v terénu. Prvním krokem je nalezení vhodné lokality, která by měla splňovat stanovené požadavky. Na příklad při zkoumání vlivu nízké úživnosti prostředí na herbivorii, jsou vyhlédnuty lokality odpovídající požadavkům studie, je na nich změněna úroveň vlhkosti a živiny v půdě. Lokality odpovídající stanoveným požadavkům jsou pak k experimentu použity (Cobb et al., 1997). Dále jsou vybrány rostliny odpovídající požadavkům experimentu a poté jsou označeny a po uplynutí stanovené doby je změněna míra poškození herbivory (Cobb et al., 1997).

7.1.2. Experimenty v laboratoři

Druhou možností jsou experimenty prováděné v laboratoři. Zmíním zde ty častěji používané. Nejdužší jsou shromážděny zkoumané druhy rostlin, k testu jsou obvykle používány plně vyvinuté nebo staré druhy zahrnujícího několik druhů známých svou chemickou a fyzikální funkcí odpuzovat určité herbivory (Grime et al., 1996). Herbivori jsou před započetím pokusu obvykle nechány vyhladovět po určitou dlouhou dobu, dvacet až čtyřicet osm hodin (Korth et al., 2006, Grime et al., 1996, Perez-Harguindeguy et al., 2003). Herbivori jsou pak umístěni do několika skleněných arén, jejichž dno tvoří obdélníkové mřížky, na které jsou náhodně umístěny stejné velké fragmenty listů zkoumaných druhů rostlin. Po uplynutí stanovené doby jsou herbivori odebráni a je zaznamenána míra zkonzumovaného materiálu (Grime et al., 1996). Další alternativou je umístění herbivorů do Petriho misek obsahujících stejné množství listového materiálu ze zkoumaných druhů rostlin. Misky jsou pohromadě umístěny do větší zvlhčené nádoby. Poté se herbivori krmí na vzorcích listů po stanovenou dobu. Váha listového materiálu je změněna před a po uplynutí krmicí doby (Korth et al., 2006). U dalšího způsobu, jsou odstříhány náhodnými výhonky pozorovaných druhů rostlin a jsou upraveny, aby se jejich velikosti shodovaly. Listová plocha výhonků je naskenována. Spodní části výhonků jsou obaleny vlhkou vatou a jsou dány do eppendorfků, poté jsou eppendorfků náhodně umístěny do mřížky. Mřížka je následně umístěna k herbivorům a jsou oploceni. Po ukončení experimentu je zbylá plocha listů je změněna (Massey et al., 2007). I tyto metody mají samozřejmě své nevýhody. Na příklad fragmenty listů podávané herbivorům mohou rychle uschnout a stát se tak nepoživatelnými a je potom složité je měřit (Ibanez et al., 2013).

7.2. Měření obranných znaků rostlin

Abychom viděli, čím je herbivorie řízena, je nutné je nutné změnit obranné znaky rostlin. Ať se jedná o znaky mechanické, kde je hustota trichomů a tloušťka epikutikuly zjištěna pomocí

pozorováním pod elektrickým mikroskopem. Tuhost list je měřena pomocí dynamometru (Perez-Harguindeguy et al., 2003) nebo penetrometrem (Riipi et al., 2002). Pokud se jedná o chemickou obranu, tak obsah alkaloid je měřen pomocí plynové chromatografie (Adler et al., 2001). Analýza fenol je prováděna pomocí vysokoúhlné kapalinové chromatografie s detekcí UV záření (Eyles et al., 2007) nebo Folin-Ciocalteu metodou (Ossipov et al., 2001). Spektrofotometrická metoda je využívána pro kvantitativní měření sesquiterpen laktonu (Salapovic et al., 2013). Pokud chceme znát nutriční kvalitu rostliny, tak listový obsah dusíku a uhlíku zjistíme prudkým spálením usušených listových vzorků a následně plynovou chromatografií (Massey et al., 2006) nebo lze obsah uhlíku také určit jako 50% suché biomasy bez popelu (Gallardo and Merino, 1993). Obsah vody v listech je určen jako rozdíl mezi čerstvou a suchou masou listu (Riipi et al., 2002). Třískavé látky, které jsou rostlinou indukovány po napadení hmyzem, jsou analyzovány pomocí termálního desorbéru s vyfukem techniky ovládané studené pasti spojené s plynovou chromatografií (Ruther and Hilker, 1998). Zde jsem zmínila jen základní možnosti měření obranných znaků rostlin.

8. Vnitrodruhová variabilita

V této studii zkoumá rozdíly v obranných mechanismech rostlin na mezidruhové úrovni. Ovšem i na vnitrodruhové úrovni mohou být některé individuální jedinci více preferováni herbivory. Ve studii (Ruhnke et al., 2009) se úroveň herbivorie se lišila mezi jedinci pozorovaných druhů. Mnoho aromatických rostlin je známých svou vnitrodruhovou variabilitou u svých chemických obranných složek (Kleine and Mueller, 2011). Dalším příkladem, který může mít vliv na preferenci herbivorů na vnitrodruhové úrovni, je velikost jedince (Autran et al., 2009). Posledním faktorem, který zde zmíním, je vliv rozdílného prostředí (Abela-Hofbauerova et al., 2011).

8.1. Skladba chemické obrany

Skladba sekundárních metabolitů je odlišná mezi rostlinnými druhy. Tato chemická rozmanitost nastává jak mezidruhově tak i vnitrodruhově. U vratičky (*Tanacetum vulgare*) byla pozorována (Kleine and Mueller, 2011) vnitrodruhová variabilita v množství terpenů. Takové vnitrodruhové rozdíly mají samozřejmě velký vliv na herbivory. Množství mšic (*Macrosiphoniella tanacetaria*) bylo nejvíce na jedincích s nejvyšším obsahem β -thujonu. Ve studii (Alba et al., 2013) byly pozorovány změny v koncentraci iridoidních glykosidů mezi populacemi divizny (*Verbascum thapsus* L.) a mezi mladými a starými listy. Mladé listy divizny obsahovaly více iridoidních glykosidů než listy staré. Podle očekávání se rozložení

poškození způsobeného herbivory bylo značně ovlivněno množstvím investic rostliny do obrany. Poškození bylo v rámci u jedinců s nižší koncentrací iridoidních glykosidů.

8.2. Velikost rostlin

Další faktor, který může ovlivnit míru herbivorie u jedinců stejného druhu, je velikost jedince. Hypotéza, která je prezentována ve studii (Price, 1991) tvrdí, že rostliny, které rostou rychle a nakonec dosáhnou velké velikosti, jsou preferovány herbivory. Studie (Inbar et al., 2001) tuto hypotézu potvrzuje. Dospělé vrtalky (*Liriomyza trifolii*) preferovaly jako svou potravu i pro kladení vajek rajčata (*Lycopersicon esculentum*) v různých velikostech. Téměř identicky se chovaly i housenky černopásky (*Heliothis zea*). U těchto rajčat byla pozorována nižší úroveň obranných složek v porovnání s rajčaty pro různé velikosti. Výsledky ze studie (Autran et al., 2009) ukazují, že množství herbivora (*Schizomyia macrocapillata*) na výhoncích a listech bauhinie (*Bauhinia brevipes*) se zvýšilo se zvyšující se délkou výhonků. Preference samic a výkon larev byl vždy v rámci výhonků v různých velikostech. Delší výhonky nabídly herbivorům více listů ve srovnání s výhonky krátkými.

8.3. Vliv prostředí

Zatímco v rámci studií zabývajících se interakcí rostlina-herbivor se v současnosti srovnávání jednotlivých druhů, obrana rostlin a interakce rostlin a herbivorů se mohou lišit i mezi prostředími v rámci druhu. Herbivori mohou mít rozdílné preference u jedinců stejného druhu rostoucích v rozdílném prostředí. Limitace živin, jako je fosfor a dusík, v půdě má vliv hustotu herbivorů na rostlině. U rostlin (*Eremanthus glomerulatus*) rostoucích v takto chudém prostředí byla pozorována zvýšená hustota hmyzích herbivorů (Cuevas-Reyes et al., 2011). Ve studii (Cobb et al., 1997) bylo pozorováno zvýšení herbivorie u borovic (*Pinus edulis*) rostoucích v prostředí postrádajícím vodu a živiny. V terénu pozorované borovice rostoucí v půdě obsahující kváru, která má obecně nízkou hladinu živin, redukovaly produkci pryskyřice. Zavíječ (*Dioryctria albovittella*) reagoval pozitivně na borovice rostoucí v prostředí chudém na vodu a živiny. Poté, co byly vybrané borovice z tohoto chudého prostředí ošetřeny přidáním vody a hnojiv, se zvýšil obsah pryskyřice, úroveň dusíku a růst rostliny. Herbivorie zavíječe se značně snížila jako důsledek přidání vody a hnojiv. Existují ovšem i studie podporující opak (Trotter et al., 2008), kdy byla u borovic (*Pinus edulis*) rostoucích v prostředí chudém na vodu a živiny pozorována výrazná redukce množství herbivorů, predátorů a parazitoidů. Ve studii (Abela-Hofbauerová et al., 2011) byl pozorován vliv rozdílného prostředí na výkon pcháče (*Cirsium arvense*). Pcháč byl pozorován ve dvou

prostředí na stanovené lokalitě. Pro středí se liší vlhkostí. Herbivorie byla b ěn ě na kv ětech p ěch ě rostoucího v mokřém prostředí.

9. Carduoideae

Jelikož se n ě kterým druh ěm této pod ěledi řádu Asterales bude v ěnovat moje navazující diplomová práce, zařadila jsem do této práce i stručnou kapitolu o pod ěledi Carduoideae. N ě které druhy z této pod ěledi jsou v Americe velmi invazivní. Na p ěříklad p ěch ě (*Cirsium arvense*), pat ěí mezi omylem zavle ěené druhy do Ameriky, které způsobují velkou redukci zemědělských plodin (Pimentel et al., 2000). Tato pod ěle ě je napadána mnoha herbivory. Nejbě ěn ějšími zástupci herbivor ě České republiky jsou ze specialist ě hlavn ě housenky zaviř ěe (*Anania perlocidalis*), zelená ka (*Jordanita subsolana*) nebo zdobná ka (*Pyroderces argyrogrammos*) a larvy řítono ě (*Cassida rubiginosa*). Z generalist ě to jsou housenky kovořesklece (*Autographa gamma*) nebo plžáci (*Arion lusitanicus*) (Münzbergova and Skuhrovec, 2013). Ve studii (Münzbergova and Skuhrovec, 2013) byl zkoumán vztah mezi znaky rostlin a intenzitou útok ě herbivor ě u pod ěledi Carduoideae. Výřsledky ukazují, ře ě míra poškození list ě se zvýřila se zvyšující se vlhkostí místa výřskytu rostlin a se zvyš ěnou dostupností řivin v místě výřskytu. Tak ě bylo pozorováno velké poni ěení herbivory p ě i vysokém obsahu vody v ěerstvých listech a p ě i vysokém obsahu fosforu. Práce (Jordon-Thaden and Louda, 2003) řtudovala chemickou obranu u p ěch ě (*Cirsium* spp.) a bodláku (*Carduus* spp.). U obou byly nalezeny polyacetyleny a uhlovoříky. Skoro v ěechny polyacetyleny a uhlovoříky byly z ko ěn řp ěe n ěř z nadzemní řásti. Polyacetyleny a uhlovoříky z ko ěn p ěch ěe ovlivnily kolonizaci hub. Polyacetyleny mohou ovlivnit interakce mezi rostlinnými hostiteli. Bylo nalezeno řest alkaloid ě u p ěch ěe a bodláku. Fenoly byly pozorovány u p ěch ěe, ty mohou ovlivnit preference herbivor ě. Sesquiterpen lakton n ěbyl pozorován u bodláku ani u p ěch ěe, ale je znám u chrpy (*Centaurea* spp.).

10. Záv ř

Jako reakci na konzumaci herbivory ři rostliny vyvinuly velký soubor p ěímých ři n ěp ěímých obranných mechanism ě. V této práci jsem řhrnula rozříln ě způsoby, kterými se rostliny brání útok ěm herbivor ě, a ře ředná o rezistenci, toleranci ři fenologický únik. Jednotliv ě strategie byly podpo řeny vybranými studiemi. Velkou roli hraje druh rostliny a herbivora a prostředí z kterého pocházejí, proto pouze malé množřství znak ě bude univerzální.

Polední kapitola poskytuje stručný p ěehled o pod ěledi Carduoideae, proto ře ře této pod ěledi řádu Asterales budu v ěnovat v ěmé navazující diplomová práci. Má práce se bude

zaměřovat na preference bezobratlých herbivorů. Zajímat se budu o to, jak velký vliv má na preference herbivorů druh rostliny a jaký vliv má prostředí, ze kterého rostliny pocházejí. Zda bude rozdíl u několika druhů pocházejících z odlišných typů prostředí a u druhů vyskytovaných při rozdílných podmínkách.

Seznam poufítě literatury:

Primární citace:

- Abela-Hofbauerova, I., Z. Münzbergová, and J. Skuhrovec, 2011, The effect of different natural enemies on the performance of *Cirsium arvense* in its native range: *Weed Research*, v. 51, p. 394-403.
- Adler, L. S., R. Karban, and S. Y. Strauss, 2001, Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination: *Ecology*, v. 82, p. 2032-2044.
- Adler, L. S., M. Wink, M. Distl, and A. J. Lentz, 2006, Leaf herbivory and nutrients increase nectar alkaloids: *Ecology Letters*, v. 9, p. 960-967.
- Agrawal, A. A., 1999, Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness: *Ecology*, v. 80, p. 1713-1723.
- Agrawal, A. A., 2007, Macroevolution of plant defense strategies: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, p. 103-109.
- Agrawal, A. A., R. Karban, and R. G. Colfer, 2000, How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance: *Oikos*, v. 89, p. 70-80.
- Agrawal, A. A., and K. Konno, 2009, Latex: A Model for Understanding Mechanisms, Ecology, and Evolution of Plant Defense Against Herbivory: *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, v. 40, p. 311-331.
- Aharoni, A., A. P. Giri, S. Deuerlein, F. Griepink, W. J. de Kogel, F. W. A. Verstappen, H. A. Verhoeven, M. A. Jongsma, W. Schwab, and H. J. Bouwmeester, 2003, Terpenoid metabolism in wild-type and transgenic *Arabidopsis* plants: *Plant Cell*, v. 15, p. 2866-2884.
- Aide, T. M., 1993, PATTERNS OF LEAF DEVELOPMENT AND HERBIVORY IN A TROPICAL UNDERSTORY COMMUNITY: *Ecology*, v. 74, p. 455-466.
- Alba, C., R. Pioreschi, and C. Quintero, 2013, Population and leaf-level variation of iridoid glycosides in the invasive weed *Verbascum thapsus* L. (common mullein): implications for herbivory by generalist insects: *Chemoecology*, v. 23, p. 83-92.
- Ali, J. G., H. T. Alborn, and L. L. Stelinski, 2010, Subterranean Herbivore-induced Volatiles Released by Citrus Roots upon Feeding by *Diaprepes abbreviatus* Recruit Entomopathogenic Nematodes: *Journal of Chemical Ecology*, v. 36, p. 361-368.

- Autran, E. S., I. A. Neves, C. S. B. da Silva, G. K. N. Santos, C. A. G. da Camara, and D. M. A. F. Navarro, 2009, Chemical composition, oviposition deterrent and larvicidal activities against *Aedes aegypti* of essential oils from *Piper marginatum* Jacq. (Piperaceae): *Bioresource Technology*, v. 100, p. 2284-2288.
- Bjorkman, C., and D. B. Anderson, 1990, TRADE-OFF AMONG ANTIHERBIVORE DEFENSES IN A SOUTH-AMERICAN BLACKBERRY (*RUBUS-BOGOTENSIS*): *Oecologia*, v. 85, p. 247-249.
- Boege, K., 2005, Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture: *Oecologia*, v. 143, p. 117-125.
- Bonfil, C., 1998, The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q-laurina* (Fagaceae): *American Journal of Botany*, v. 85, p. 79-87.
- Brennan, E. B., and S. A. Weinbaum, 2001, Stylet penetration and survival of three psyllid species on adult leaves and 'waxy' and 'de-waxed' juvenile leaves of *Eucalyptus globulus*: *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, v. 100, p. 355-363.
- Brown, D. G., 1994, BEETLE FOLIVORY INCREASES RESOURCE AVAILABILITY AND ALTERS PLANT INVASION IN MONOCULTURES OF GOLDENROD: *Ecology*, v. 75, p. 1673-1683.
- Caballero, C., P. Castanera, F. Ortego, G. Fontana, P. Pierro, G. Savona, and B. Rodriguez, 2001, Effects of ajugarins and related neoclerodane diterpenoids on feeding behaviour of *Leptinotarsa decemlineata* and *Spodoptera exigua* larvae: *Phytochemistry*, v. 58, p. 249-256.
- Care, D. A., Crush, J. R., Hardwick, S., Nichols, S. N., & Ouyang, L. (2000). Interaction between clover root weevil and clover root type. In *PROCEEDINGS OF THE NEW ZEALAND PLANT PROTECTION CONFERENCE* (pp. 420-424). New Zealand Plant Protection Society; 1998.
- Chen, M.-S., 2008, Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review: *Insect Science*, v. 15, p. 101-114.
- Choh, Y., and J. Takabayashi, 2006, Herbivore-induced extrafloral nectar production in lima bean plants enhanced by previous exposure to volatiles from infested conspecifics: *Journal of Chemical Ecology*, v. 32, p. 2073-2077.
- Chow, J. K., Y. Akhtar, and M. B. Isman, 2005, The effects of larval experience with a complex plant latex on subsequent feeding and oviposition by the cabbage looper moth: *Trichoplusia ni* (Lepidoptera : Noctuidae): *Chemoecology*, v. 15, p. 129-133.

- Clissold, F. J., G. D. Sanson, and J. Read, 2006, The paradoxical effects of nutrient ratios and supply rates on an outbreaking insect herbivore, the Australian plague locust: *Journal of Animal Ecology*, v. 75, p. 1000-1013.
- Cobb, N. S., S. Mopper, C. A. Gehring, M. Caouette, K. M. Christensen, and T. G. Whitham, 1997, Increased moth herbivory associated with environmental stress of pinyon pine at local and regional levels: *Oecologia*, v. 109, p. 389-397.
- Coley, P. D., 1983, HERBIVORY AND DEFENSIVE CHARACTERISTICS OF TREE SPECIES IN A LOWLAND TROPICAL FOREST: *Ecological Monographs*, v. 53, p. 209-233.
- Coley, P. D., and J. A. Barone, 1996, Herbivory and plant defenses in tropical forests: *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 27, p. 305-335.
- Cuevas-Reyes, P., F. T. De Oliveira-Ker, G. W. Fernandes, and M. Bustamante, 2011, Abundance of gall-inducing insect species in sclerophyllous savanna: understanding the importance of soil fertility using an experimental approach: *Journal of Tropical Ecology*, v. 27, p. 631-640.
- Dai, J., and R. J. Mumper, 2010, Plant Phenolics: Extraction, Analysis and Their Antioxidant and Anticancer Properties: *Molecules*, v. 15, p. 7313-7352.
- Diaz, M., 1996, Food choice by seed-eating birds in relation to seed chemistry: *Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology*, v. 113, p. 239-246.
- Doak, D. F., 1991, THE CONSEQUENCES OF HERBIVORY FOR DWARF FIREWEED - DIFFERENT TIME SCALES, DIFFERENT MORPHOLOGICAL SCALES: *Ecology*, v. 72, p. 1397-1407.
- Dudt, J. F., and D. J. Shure, 1994, THE INFLUENCE OF LIGHT AND NUTRIENTS ON FOLIAR PHENOLICS AND INSECT HERBIVORY: *Ecology*, v. 75, p. 86-98.
- Eigenbrode, S. D., K. A. Stoner, A. M. Shelton, and W. C. Kain, 1991, CHARACTERISTICS OF GLOSSY LEAF WAXES ASSOCIATED WITH RESISTANCE TO DIAMONDBACK MOTH (LEPIDOPTERA, PLUTELLIDAE) IN BRASSICA-OLERACEA: *Journal of Economic Entomology*, v. 84, p. 1609-1618.
- Eyles, A., W. Jones, K. Riedl, D. Cipollini, S. Schwartz, K. Chan, D. A. Herms, and P. Bonello, 2007, Comparative phloem chemistry of manchurian (*Fraxinus mandshurica*) and two north american ash species (*Fraxinus americana* and *fraxinus pennsylvanica*): *Journal of Chemical Ecology*, v. 33, p. 1430-1448.
- Fenner, M., M. E. Hanley, and R. Lawrence, 1999, Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants: *Functional Ecology*, v. 13, p. 546-551.

- Fritz, R. S., C. G. Hochwender, D. A. Lewkiewicz, S. Bothwell, and C. M. Orians, 2001, Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance: *Oecologia*, v. 129, p. 87-97.
- Frost, C. J., M. C. Mescher, J. E. Carlson, and C. M. De Moraes, 2008, Plant defense priming against herbivores: Getting ready for a different battle: *Plant Physiology*, v. 146, p. 818-824.
- Futuyma, D. J. (2000). Some current approaches to the evolution of plant-herbivore interactions. *Plant Species Biology*, 15(1), 1-9.
- Gallardo, A., and J. Merino, 1993, LEAF DECOMPOSITION IN 2 MEDITERRANEAN ECOSYSTEMS OF SOUTHWEST SPAIN - INFLUENCE OF SUBSTRATE QUALITY: *Ecology*, v. 74, p. 152-161.
- Gomez, J. M., 2004, Bigger is not always better: Conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*: *Evolution*, v. 58, p. 71-80.
- Goussain, M. M., E. Prado, and J. C. Moraes, 2005, Effect of silicon applied to wheat plants on the biology and probing behaviour of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rond.) (Hemiptera : Aphididae): *Neotropical Entomology*, v. 34, p. 807-813.
- Grime, J. P., J. H. C. Cornelissen, K. Thompson, and J. G. Hodgson, 1996, Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves: *Oikos*, v. 77, p. 489-494.
- Grubb, P. J., 1992, A POSITIVE DISTRUST IN SIMPLICITY - LESSONS FROM PLANT DEFENSES AND FROM COMPETITION AMONG PLANTS AND AMONG ANIMALS: *Journal of Ecology*, v. 80, p. 585-610.
- Halitschke, R., J. G. Hamilton, and A. Kessler, 2011, Herbivore-specific elicitation of photosynthesis by mirid bug salivary secretions in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*: *New Phytologist*, v. 191, p. 528-535.
- Hanley, M. E., B. B. Lamont, M. M. Fairbanks, and C. M. Rafferty, 2007, Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence: *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, v. 8, p. 157-178.
- Hartmann, T., 2004, Plant-derived secondary metabolites as defensive chemicals in herbivorous insects: a case study in chemical ecology: *Planta*, v. 219, p. 1-4.
- Hartmann, T., L. Witte, A. Ehmke, C. Theuring, M. Rowell-Rahier, and J. M. Pasteels, 1997, Selective sequestration and metabolism of plant derived pyrrolizidine alkaloids by chrysomelid leaf beetles: *Phytochemistry*, v. 45, p. 489-497.

- Hawkins, B. A., H. V. Cornell, and M. E. Hochberg, 1997, Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations: *Ecology*, v. 78, p. 2145-2152.
- Henery, M. L., Wallis, I. R., Stone, C., & Foley, W. J. (2008). Methyl jasmonate does not induce changes in *Eucalyptus grandis* leaves that alter the effect of constitutive defences on larvae of a specialist herbivore. *Oecologia*, 156(4), 847-859.
- Hui, X., and C. Jin, 2004, Interspecific variation of plant traits associated with resistance to herbivory among four species of *Ficus* (Moraceae): *Annals of Botany*, v. 94, p. 377-384.
- Ibanez, S., S. Lavorel, S. Puijalon, and M. Moretti, 2013, Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers: *Functional Ecology*, v. 27, p. 479-489.
- Inbar, M., H. Doostdar, and R. T. Mayer, 2001, Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores: *Oikos*, v. 94, p. 228-235.
- Ito, K., and S. Sakai, 2009, Optimal defense strategy against herbivory in plants: Conditions selecting for induced defense, constitutive defense, and no-defense: *Journal of Theoretical Biology*, v. 260, p. 453-459.
- Johnson, K. S., 2005, Plant phenolics behave as radical scavengers in the context of insect (*Manduca sexta*) hemolymph and midgut fluid: *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, v. 53, p. 10120-10126.
- Johnson, S. N., P. D. Hallett, T. L. Gillespie, and C. Halpin, 2010, Below-ground herbivory and root toughness: a potential model system using lignin-modified tobacco: *Physiological Entomology*, v. 35, p. 186-191.
- Jones, R. H., B. P. Allen, and R. R. Sharitz, 1997, Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages?: A test using *Acer rubrum* (Aceraceae): *American Journal of Botany*, v. 84, p. 1714-1718.
- Jordon-Thaden, I. E., and S. A. Louda, 2003, Chemistry of *Cirsium* and *Carduus*: a role in ecological risk assessment for biological control of weeds?: *Biochemical Systematics and Ecology*, v. 31, p. 1353-1396.
- Karban, R., and J. H. Myers, 1989, INDUCED PLANT-RESPONSES TO HERBIVORY: *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 20, p. 331-348.
- Kessler, A., and I. T. Baldwin, 2002, Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis: *Annual Review of Plant Biology*, v. 53, p. 299-328.

- Kessler, A., R. Halitschke, C. Diezel, and I. T. Baldwin, 2006, Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*: *Oecologia*, v. 148, p. 280-292.
- Kleine, S., and C. Mueller, 2011, Intraspecific plant chemical diversity and its relation to herbivory: *Oecologia*, v. 166, p. 175-186.
- Konno, K., C. Hirayama, M. Nakamura, K. Tateishi, Y. Tamura, M. Hattori, and K. Kohno, 2004, Papain protects papaya trees from herbivorous insects: role of cysteine proteases in latex: *Plant Journal*, v. 37, p. 370-378.
- Korth, K. L., S. J. Doege, S. H. Park, F. L. Goggin, Q. Wang, S. K. Gomez, G. Liu, L. Jia, and P. A. Nakata, 2006, *Medicago truncatula* mutants demonstrate the role of plant calcium oxalate crystals as an effective defense against chewing insects: *Plant Physiology*, v. 141, p. 188-195.
- Lehtila, K., and S. Y. Strauss, 1997, Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*: *Oecologia*, v. 111, p. 396-403.
- Lehtila, K., and S. Y. Strauss, 1999, Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*: *Ecology*, v. 80, p. 116-124.
- Lev-Yadun, S., 2001, Aposematic (warning) coloration associated with thorns in higher plants: *Journal of Theoretical Biology*, v. 210, p. 385-U1.
- Lev-Yadun, S., and M. Inbar, 2002, Defensive ant, aphid and caterpillar mimicry in plants?: *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 77, p. 393-398.
- Lev-Yadun, S., and G. Ne'eman, 2004, When may green plants be aposematic?: *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 81, p. 413-416.
- Loughrin, J. H., A. Manukian, R. R. Heath, T. C. J. Turlings, and J. H. Tumlinson, 1994, DIURNAL CYCLE OF EMISSION OF INDUCED VOLATILE TERPENOIDS HERBIVORE-INJURED COTTON PLANTS: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 91, p. 11836-11840.
- Lucas, P. W., I. M. Turner, N. J. Dominy, and N. Yamashita, 2000, Mechanical defences to herbivory: *Annals of Botany*, v. 86, p. 913-920.
- Mabry, C. M., and P. W. Wayne, 1997, Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: Mechanisms underlying reproductive compensation: *Oecologia*, v. 111, p. 225-232.
- Mantyla, E., G. A. Alessio, J. D. Blande, J. Heijari, J. K. Holopainen, T. Laaksonen, P. Piirtola, and T. Klemola, 2008, From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory: *Plos One*, v. 3.
- Marquis, R. J., 2004, Herbivores rule: *Science*, v. 305, p. 619-621.

- Massey, F. P., A. R. Ennos, and S. E. Hartley, 2006, Silica in grasses as a defence against insect herbivores: contrasting effects on folivores and a phloem feeder: *Journal of Animal Ecology*, v. 75, p. 595-603.
- Massey, F. P., A. R. Ennos, and S. E. Hartley, 2007, Herbivore specific induction of silica-based plant defences: *Oecologia*, v. 152, p. 677-683.
- Mauricio, R., M. D. Rausher, and D. S. Burdick, 1997, Variation in the defense strategies of plants: Are resistance and tolerance mutually exclusive?: *Ecology*, v. 78, p. 1301-1311.
- Milewski, A. V., T. P. Young, and D. Madden, 1991, THORNS AS INDUCED DEFENSES - EXPERIMENTAL-EVIDENCE: *Oecologia*, v. 86, p. 70-75.
- Moran, N., and W. D. Hamilton, 1980, LOW NUTRITIVE QUALITY AS DEFENSE AGAINST HERBIVORES: *Journal of Theoretical Biology*, v. 86, p. 247-254.
- Münzbergová, Z., and J. Skuhrovec, 2013, Effect of Habitat Conditions and Plant Traits on Leaf Damage in the *Carduoideae* Subfamily: *Plos One*, v. 8.
- Mugrabi-Oliveira, E., & Moreira, G. R. (1996). CONSPECIFIC MIMICS AND LOW HOST PLANT AVAILABILITY REDUCE EGG LAYING BY *HELICONIUS ERA* TO *PHYLLIS (FABRICIUS)*(LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE).
- Mumm, R., M. A. Posthumus, and M. Dicke, 2008, Significance of terpenoids in induced indirect plant defence against herbivorous arthropods: *Plant Cell and Environment*, v. 31, p. 575-585.
- Norton, A. P., G. English-Loeb, and E. Belden, 2001, Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from insect predators: *Oecologia*, v. 126, p. 535-542.
- Oerke, E. C., and H. W. Dehne, 2004, Safeguarding production - losses in major crops and the role of crop protection: *Crop Protection*, v. 23, p. 275-285.
- Oliveira, P. S., 1997, The ecological function of extrafloral nectaries: Herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae): *Functional Ecology*, v. 11, p. 323-330.
- Oliveira, P. S., V. Rico-Gray, C. Diaz-Castelazo, and C. Castillo-Guevara, 1999, Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae): *Functional Ecology*, v. 13, p. 623-631.

- Ossipov, V., E. Haukioja, S. Ossipova, S. Hanhimaki, and K. Pihlaja, 2001, Phenolic and phenolic-related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect: *Biochemical Systematics and Ecology*, v. 29, p. 223-240.
- Pechan, T., A. Cohen, W. P. Williams, and D. S. Luthe, 2002, Insect feeding mobilizes a unique plant defense protease that disrupts the peritrophic matrix of caterpillars: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 99, p. 13319-13323.
- Perez-Harguindeguy, N., S. Diaz, F. Vendramini, J. H. C. Cornelissen, D. E. Gurvich, and M. Cabido, 2003, Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments: *Austral Ecology*, v. 28, p. 642-650.
- Phillips, M. A., and R. B. Croteau, 1999, Resin-based defenses in conifers: *Trends in Plant Science*, v. 4, p. 184-190.
- Pilson, D., 2000, Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*: *Oecologia*, v. 122, p. 72-82.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, and D. Morrison, 2000, Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States: *Bioscience*, v. 50, p. 53-65.
- Poethig, R. S., 1990, PHASE-CHANGE AND THE REGULATION OF SHOOT MORPHOGENESIS IN PLANTS: *Science*, v. 250, p. 923-930.
- Price, P. W., 1991, THE PLANT VIGOR HYPOTHESIS AND HERBIVORE ATTACK: *Oikos*, v. 62, p. 244-251.
- Riipi, M., V. Ossipov, K. Lempa, E. Haukioja, J. Koricheva, S. Ossipova, and K. Pihlaja, 2002, Seasonal changes in birch leaf chemistry: are there trade-offs between leaf growth, and accumulation of phenolics?: *Oecologia*, v. 130, p. 380-390.
- Rosenheim, J. A., L. R. Wilhoit, P. B. Goodell, E. E. Grafton-Cardwell, and T. F. Leigh, 1997, Plant compensation, natural biological control, and herbivory by *Aphis gossypii* on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest: *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, v. 85, p. 45-63.
- Ruhnke, H., M. Schaedler, S. Klotz, D. Matthies, and R. Brandl, 2009, Variability in leaf traits, insect herbivory and herbivore performance within and among individuals of four broad-leaved tree species: *Basic and Applied Ecology*, v. 10, p. 726-736.
- Ruther, J., and M. Hilker, 1998, A versatile method for on-line analysis of volatile compounds from living samples: *Journal of Chemical Ecology*, v. 24, p. 525-534.

- Salapovic, H., Geier, J., & Reznicek, G. (2013). Quantification of sesquiterpene lactones in asteraceae plant extracts: Evaluation of their allergenic potential. *Scientia pharmaceutica*, 81(3), 807.
- Schoonhoven, L. M., Van Loon, J. J., & Dicke, M. (2005). *Insect-plant biology* (No. Ed. 2). Oxford University Press.
- Stamp, N., 2003, Out of the quagmire of plant defense hypotheses: Quarterly Review of Biology, v. 78, p. 23-55.
- Stevens, M. T., D. M. Waller, and R. L. Lindroth, 2007, Resistance and tolerance in *Populus tremuloides*: genetic variation, costs, and environmental dependency: *Evolutionary Ecology*, v. 21, p. 829-847.
- Strom, B. L., R. A. Goyer, L. L. Ingram, G. D. L. Boyd, and L. H. Lott, 2002, Oleoresin characteristics of progeny of loblolly pines that escaped attack by the southern pine beetle: *Forest Ecology and Management*, v. 158, p. 169-178.
- Swihart, R. K., and J. P. Bryant, 2001, Importance of biogeography and ontogeny of woody plants in winter herbivory by mammals: *Journal of Mammalogy*, v. 82, p. 1-21.
- Tiffin, P., 2000, Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know?: *Evolutionary Ecology*, v. 14, p. 523-536.
- Traw, M. B., and T. E. Dawson, 2002, Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard: *Oecologia*, v. 131, p. 526-532.
- Trotter, R. T., III, N. S. Cobb, and T. G. Whitham, 2008, Arthropod community diversity and trophic structure: a comparison between extremes of plant stress: *Ecological Entomology*, v. 33, p. 1-11.
- Turlings, T. C. J., and J. H. Tumlinson, 1992, SYSTEMIC RELEASE OF CHEMICAL SIGNALS BY HERBIVORE-INJURED CORN: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 89, p. 8399-8402.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, and W. J. Lewis, 1990, EXPLOITATION OF HERBIVORE-INDUCED PLANT ODORS BY HOST-SEEKING PARASITIC WASPS: *Science*, v. 250, p. 1251-1253.
- Utsumi, S., and T. Ohgushi, 2007, Plant regrowth response to a stem-boring insect: a swift moth-willow system: *Population Ecology*, v. 49, p. 241-248.
- van Dam, N. M., K. Hadwigh, and I. T. Baldwin, 2000, Induced responses in *Nicotiana attenuata* affect behavior and growth of the specialist herbivore *Manduca sexta*: *Oecologia*, v. 122, p. 371-379.

- van der Meij, M. A. A., and R. G. Bout, 2000, Seed selection in the Java Sparrow (*Padda oryzivora*): preference and mechanical constraint: *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, v. 78, p. 1668-1673.
- Van der Meij, M. A. A., M. Griekspoor, and R. G. Bout, 2004, The effect of seed hardness on husking time in finches: *Animal Biology*, v. 54, p. 195-205.
- Wagner, D., and A. Kay, 2002, Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis: *Evolutionary Ecology Research*, v. 4, p. 293-305.
- Walter, D. E., and D. J. Odowd, 1992, LEAVES WITH DOMATIA HAVE MORE MITES: *Ecology*, v. 73, p. 1514-1518.
- Wink, M., 1988, PLANT-BREEDING - IMPORTANCE OF PLANT SECONDARY METABOLITES FOR PROTECTION AGAINST PATHOGENS AND HERBIVORES: *Theoretical and Applied Genetics*, v. 75, p. 225-233.
- Wittstock, U., and J. Gershenzon, 2002, Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens: *Current Opinion in Plant Biology*, v. 5, p. 300-307.
- Woodman, R. L., and G. W. Fernandes, 1991, DIFFERENTIAL MECHANICAL DEFENSE - HERBIVORY, EVAPOTRANSPIRATION, AND LEAF-HAIRS: *Oikos*, v. 60, p. 11-19.
- Yamazaki, K., and S. Lev-Yadun, 2015, Dense white trichome production by plants as possible mimicry of arthropod silk or fungal hyphae that deter herbivory: *Journal of Theoretical Biology*, v. 364, p. 1-6.
- Zangerl, A. R., A. M. Arntz, and M. R. Berenbaum, 1997, Physiological price of an induced chemical defense: Photosynthesis, respiration, biosynthesis, and growth: *Oecologia*, v. 109, p. 433-441.
- Ziegler, J., and P. J. Facchini, 2008, Alkaloid biosynthesis: Metabolism and trafficking: *Annual Review of Plant Biology*, v. 59, p. 735-769.

Sekundární citace:

- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. In *Biochemical interaction between plants and insects* (pp. 1-40). Springer US., citováno z Stamp, N., 2003, Out of the quagmire of plant defense hypotheses: *Quarterly Review of Biology*, v. 78, p. 23-55